

CATEDRA DE FISIOLOGIA VEGETAL DE LA FACULTAD DE FARMACIA .SECCION DE FISIOLOGIA VEGETAL DE LA ESTACION EXPERIMENTAL DEL ZAIDIN DEL C.S.I.C.

Prof. Dr. L. RECALDE MARTINEZ

ESTUDIO DE LA INFLUENCIA DEL BORO EN LA ABSORCION DE OTROS NUTRIENTES POR PLANTAS DE TOMATE

*I. Introducción y revisión bibliográfica*

M. GOMEZ, L. RECALDE

Ars. Pharm.

ESENCIALIDAD DE LOS NUTRIENTES MINERALES:

El interés de los investigadores por los elementos indispensables para la nutrición vegetal, tiene sus precedentes en el siglo XVII, con las clásicas experiencias de Van Helmont que consideró al aire y al agua como las únicas sustancias indispensables para el crecimiento de la planta. Posteriormente, el interés se centró sobre una única sustancia indispensable, a la que se llamó "principio esencial de la vegetación". Glauber (1656), consideró que este era el nitrato potásico; mientras Woodward (1699) pensaba que debía tener una naturaleza mucho más compleja. Sin embargo, debemos considerar al siglo XIX, como el que sentó las bases para el estudio de la nutrición mineral de las plantas. En efecto, Saussure (1804), al demostrar que no era el suelo, sino el anhídrido carbónico de la atmósfera, el origen de las sustancias orgánicas de la planta, rebatía definitivamente la "teoría del humus"; y Liebig (1840), al establecer "el principio de restitución" al suelo de las sustancias minerales que las plantas extraían de él, fundamenta la práctica agrícola del abonado o fertilización de los cultivos. No obstante, fueron las investigaciones de Sachs y Knop (1860) las que —al perfeccionar y sistematizar la técnica de los cultivos hidropónicos— permitieron demostrar la esencialidad de determinados elementos minerales en la nutrición vegetal.

Siguiendo un criterio puramente analítico, cabría esperar que todos los elementos encontrados en un organismo vegetal fueran esenciales. Pero, el concepto de esencialidad no descansa sobre el mero hecho de ser un componente químico de la planta, sino en el de intervenir en forma específica en su fisiología. Son muy incompletos los conocimientos que actualmente poseemos sobre la nutrición vegetal y algo diferentes de las necesidades nutritivas de las distintas especies (Geloff (1963)). Por ello, y hasta que exista un exacto conocimiento científico de su intervención en el metabolismo, hay que recurrir a criterios los elementos esenciales de tipo mineral; y dado su carácter, no podemos esperar que ningún "criterio" sea completamente satisfactorio en todos los aspectos.

El primer intento de establecer un criterio de esencialidad se debe a ARNON y STOUT (1939) y ARNON (1950a) (1950 b). Tal criterio se basa en los tres postulados siguientes:

*Primero:* El elemento debe ser *indispensable* para el normal crecimiento y reproducción de la planta, es decir, en su ausencia no se completa el ciclo vital.

*Segundo:* Su acción debe ser *específica*, sin que pueda reemplazarse por la de otro elemento.

*Tercero:* Su acción debe ser *directa* y no una manifestación de efectos indirectos debidos a toxicidad o antagonismo.

Al tratar de aplicar los anteriores postulados, a ciertos casos concretos, surgen inconvenientes como ha demostrado Nicholas (1961). Así el Molibdeno resulta necesario para la fijación del nitrógeno por el *Azotobacter*, pero, en algunas especies el vanadio puede sustituirle (BORTELS (1930)). Ambos elementos se presentan en los suelos —según BERTRAND (19

(1957) han demostrado que el vanadio se concentra en el *Azotobacter* en las mismas fracciones proteínicas que el molibdeno. El cloro es necesario para el crecimiento de las plantas superiores (BROYER y cols., 1954), pero otros halógenos —como el bromo— pueden reemplazarle aunque, generalmente, en mayor concentración (STOUT, JOHSON, CARLTON y BROYER (1954)).

el vanadio para el *Azotobacter*, ni el cloro para las plantas superiores, pueden ser considerados como elementos esenciales.

Otra dificultad reside, en que un elemento puede resultar esencial para unas especies, y no para otras. Así, el boro es nutriente esencial para las plantas superiores, pero no existen pruebas experimentales de que lo sea para bacterias y hongos. También, se ha demostrado que el cobalto es un elemento imprescindible para las leguminosas, cuando estas plantas fijan el nitrógeno atmosférico, pero no cuando se nutren a partir de compuestos nitrogenados (AHMED y EVANS (1960); AHMED y EVANS (1959) HALLSWORTH, WILSON y GREENWOOD (1960)); lo que sugiere que es necesario para las bacterias que forman los nódulos en las raíces de las leguminosas, pero no la leguminosa misma. Por último, ARNON (1953) demostró que el vanadio es imprescindible para el alga *Scenedemus obliquus*, de igual forma que Bertrand (1941) había demostrado años antes, la misma necesidad para el *Aspergillus niger*.

En otros casos, la necesidad de un elemento nutritivo está ligada a circunstancias especiales de su nutrición. Así sucede en el caso del *Scenedesmus obliquus* y la *Chlorella pyrenoidosa*, que solamente necesitan molibdeno cuando crecen sobre nitratos pero no cuando utilizan amoníaco o urea (ARNON, ICHIOCKA, FUJIWARA y WOOLLEY (1955), FOGG y WOLFE (1954)), mientras que para los hongos (NICHOLAS, NASON y MACELROY (1954)) y las plantas superiores (HEWITT y MACCREADY (1956)), este elemento resulta también indispensable —en pequeñísimas cantidades— cuando crecen sobre compuestos nitrogenados de tipo amoniacal.

Para tratar de solventar estas dificultades, se ha sugerido un criterio más amplio de esencialidad por NICHOLAS (1961) que concuerda mucho mejor con nuestros actuales conocimientos de la acción de los nutrientes minerales en el metabolismo y, particularmente, con la acción de los

designa con el nombre de nutriente funcional o metabólico a todo elemento capaz de funcionar

no sea completamente específica o indispensable.

Los nutrientes funcionales o metabólicos pueden deber el carácter de tales a su capacidad para reemplazar un elemento esencial en algún aspecto de su actividad —aunque no en la totalidad de ella— modificando su umbral de deficiencia.

Parece haber una perfecta coincidencia de opiniones sobre cuáles fueron los elementos esenciales para las plantas superiores establecido de igual forma su esencialidad para todos los vegetales inferiores (GERLOFF 1963) sin distinción. Tales elementos esenciales son los 16 siguientes: C, H, O, N, P, S, K, Mg, Ca, Fe, Mn, Zn, B, Mo y Cl. En determinadas especies de plantas superiores, también se ha demostrado la esencialidad del Na (BROWNELL (1965)); BROWNELL y WOOD (1957)) y del Si (OKUDA y TAKAHASHI (1965); WAGNER (1940)).

Respecto a los nutrientes funcionales o metabólicos, podrían ser considerados como tales —por lo menos para algunas especies— los siguientes: el fluor, yodo y selenio, que según BOLLARD y BUTLER (1966) corresponden a esta categoría, debido a que ciertas plantas son capaces de metabolizarlos orgánicos definidos; el bromo, lo menos parcialmente— al cloro, potasio el cobalto, que probablemente pertenece también a esta misma clase de nutrientes funcionales.

Cabe la posibilidad de que la adaptación sea un factor importante a la hora de determinar la esencialidad de un elemento nutritivo. Así hay plantas que viven en ambientes cuyas características nutricionales resultan extremas (salinidad, pH muy alto o muy bajo, concentraciones elevadas de ciertos elementos). La supervivencia de los vegetales en tales condiciones adversas, depende de la capacidad para excluir de sus células ciertos elementos, o para soportarlos acumulados en concentraciones claramente tóxicas. Esta diferente capacidad de reacción, tiene aspectos prácticos importantes: cabe citar los fenómenos de toxicidad provocados en plantas y animales por elementos no esenciales y la importancia que estos elementos pueden tener —al ingresar en la cadena alimenticia— para la bromatología humana.

## MICRONUTRIENTES

Desde hace bastante tiempo, se han venido dividiendo los nutrientes minerales en dos grupos principales: los macroelementos, macronutrientes o elementos plásticos y los microelementos, micronutrientes o elementos nombres, además de reflejar una diferencia cuantitativa como constituyentes del vegetal, sugieren diferentes funciones en el metabolismo. Aunque esta clasificación resulte conveniente, en muchos aspectos encierra cierta arbitrariedad y evidentes limitaciones. Así, el Ca o el S, resultan necesarios en grandes cantidades para las plantas superiores, pero únicamente lo son en pequeñas cantidades para los microorganismos; lo que hace que su inclusión en uno u otro exclusivamente del vegetal que se considere. Aun dentro de la categoría de los

micronutrientes —que comprende al Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, B, Cl, Na, Co y V— existe una amplísima variación de necesidades. Así, un organismo vegetal necesita mil veces más hierro que molibdeno, que a su vez se necesita en mayor proporción que el cobalto. Debido a esto, estaría justificada la constitución de un grupo de “ultram micronutrientes”

al cual podrían añadirse aquellos elementos que se demostrara en investigaciones futuras.

Dos métodos se han empleado para determinar la “esencialidad” o “funcionalidad” de los micronutrientes.

a) La preparación de medios nutritivos en que el elemento estudiado ha sido rigurosamente eliminado (HEWITT (1952), NICHOLAS (1951), NICHOLAS (1952)).

b) La demostración de una función en el metabolismo de la planta (usualmente como componentes de sistemas enzimáticos esenciales).

Ambos métodos son complementarios. Los progresos del primero, dependen del empleo de técnicas más perfectas en la eliminación del elemento estudiado el cultivo de un conjunto, cada vez más variado y amplio, de organismos vegetales. Debe recordarse, sin embargo, que en este método sólo tienen significado los resultados afirmativos, ya que en los negativos siempre cabe la posibilidad de que la concentración necesaria del elemento esté por debajo de los límites que permiten las técnicas de preparación de la solución nutritiva. Por esto, los resultados del segundo método pueden constituir, no solamente primero, sino anticiparse como evidentes; tal como sucedió con el cloro, el manganeso y otros elementos.

En los últimos tiempos, la mayor parte de la investigación sobre micronutrientes se ha dirigido al estudio de su interacción con las plantas superiores, sino también y en mayor medida, de los microorganismos. Es en esta última dirección, donde los progresos han revestido mayor importancia.

## FUNCION DEL BORO

Se sabe que el boro es un componente de las plantas superiores desde mediados del siglo pasado. Fueron WIITSTEIN y APOIGER (1857) quienes encontraron el boro por primera vez en las semillas de la *Maesa picta*. Posteriormente se encontró el boro en la vid, diversos frutales y, esporádicamente, en otras muchas plantas. Sin embargo, no se prestó demasiada importancia a estos descubrimientos, debido a las pequeñísimas cantidades en que el boro aparecía en los tejidos vegetales. Finalmente, JAY (1895), después de una investigación exhaustiva, concluyó que el boro se encuentra universalmente distribuido en el reino vegetal.

Igual que otros nutrientes, el boro existe en los suelos bajo tres formas: soluble, cambiante y fijo. Se conoce muy poco sobre las propiedades del boro adsorbido, que es la forma en que los suelos retienen el boro añadido como fertilizante. El contenido total del boro en los suelos varía considerablemente, pero en la mayoría de los casos se halla dentro del intervalo de 3 a 100 ppm. (MITCHELL, 1955). El contenido medio, según WINOGRADOW (1954), corresponde una cantidad de 10 a 20 ppm.

La primera prueba de la "utilidad de los boratos", para diferentes plantas, la proporcionó las investigaciones de AGULHOM (1910). En los años siguientes, aparecen esporádicamente pruebas del efecto favorable del boro sobre el desarrollo de diversos cultivos. Sin embargo, el interés se centraba en los efectos tóxicos del boro. La investigación, inicia un marcado progreso cuando BRANDENBURG (1931) observa que la enfermedad (denominada "Heart Rot") de la remolacha azucarera, podía ser combatida con éxito adicionando borax al suelo. Desde entonces, el número de trabajos se multiplican, y en los veinte años siguientes (hasta 1950), se publican más de 1.500 trabajos sobre el boro como nutriente de los vegetales. De estas investigaciones se deduce:

- a) Que el boro es un elemento esencial para las plantas superiores.
- b) Que las cantidades necesarias para el normal desarrollo varían considerablemente, tanto si la comparación se hace en términos del contenido de boro en la planta, como en su tolerancia a los niveles de deficiencia o toxicidad.
- c) Que una insuficiente absorción de boro, provoca en las plantas síntomas característicos de deficiencia; de igual forma, que una absorción excesiva los produce de toxicidad.
- d) Que a diferencia de otros micronutrientes, el boro no parece formar parte de ningún sistema enzimático, ni poseer ninguna función específicamente atribuible a su actividad en el metabolismo.

No obstante, la primera prueba incontravertible de que el boro es un elemento esencial en la nutrición vegetal, se debe a WARINGTON (1923). Posteriormente, de forma más extensa y autorizada, SOMMER y LIPMAN (1926) y SOMMER (1927) establecieron la esencialidad del boro para un gran número de especies de plantas mono y dicotiledóneas; llegando por extensión, a la conclusión de que el boro era necesario para todas las plantas superiores.

#### *Síntomas de deficiencia y toxicidad*

Existe una amplísima bibliografía sobre los síntomas que produce la deficiencia o exceso de boro en las plantas cultivadas. Así, tenemos las revisiones realizadas por DENNIS (1937 a), (1937 b), (1940), (1941) y (1943) y también la bibliografía citada en los trabajos de LÖHNIS (1937) y (1940); BRANDENBURG (1939); JAMALAINEN (1936), y CHANDLER (1941).

Aunque la deficiencia de boro se acusa por síntomas diversos según la planta atacada —a diferencia de la casi totalidad de elementos esenciales, y de los micronutrientes en particular— no es la clorosis el síntoma característico, sino la muerte del meristemo terminal del tallo. Esto causa la desaparición de la yema "dominancia apical", por lo que numerosas yemas axilares comienzan a crecer modificando el hábito normal de ramificación. Por otro lado, el tallo continúa creciendo en diámetro después de haberse detenido su crecimiento longitudinal, mientras que sobre su superficie aparecen hendiduras y la necrosis destruye su región medular. Aunque la clorosis no sea un síntoma característico, puede ocurrir en las hojas de plantas deficientes, acompañada por la aparición de tintes rojizos, y seguida por necrosis que afecta a las zonas marginales y basales de las hojas. La deficiencia de boro puede alterar también el crecimiento

de la hoja, dando lugar a formas reducidas y distorsionadas. Las raíces suelen ser muy sensibles a los estados de carencia de boro, con análogos síntomas que en el tallo: necrosis en el ápice de la raíz principal y desarrollo de raíces secundarias. También resultan especialmente afectados los órganos subterráneos de reserva que sufren extensas necrosis, principalmente, en los parénquimas centrales. La falta de un aporte adecuado de boro afecta, igualmente, a la floración y a la formación de frutos y semillas; su acción sobre la floración es atribuida a la necesidad de boro que presenta la germinación de los granos de polen y el crecimiento de los tubos polínicos. En los frutos ya desarrollados, la deficiencia produce zonas necróticas centrales que se han denominado "corazón marrón de los frutos", así como diversas deformaciones.

La tolerancia a un exceso de boro es muy variable entre las diferentes especies. El intervalo entre el nivel de deficiencia y el de toxicidad puede ser extraordinariamente corto en algunas plantas, como en el girasol, en el que la concentración de boro que produce el máximo crecimiento de las hojas jóvenes es claramente tóxica para las viejas (COLWELL (1943), LOWENHAUPT (1942) y EATON (1944).

El exceso de boro, se manifiesta por una necrosis progresiva de la hoja; comienza en el ápice y márgenes por una clorosis y posteriormente se extiende hacia el centro del limbo, progresando entre los nervios laterales. Por último, la hoja se seca y cae.

Los efectos que la deficiencia de boro provoca en los caracteres anatómicos, histológicos y citológicos de la planta han merecido una gran atención. Parece ser que la carencia afecta particularmente a las células de las regiones meristemáticas; y dentro de ellas, las más afectadas son las que se hallan en fase de expansión o diferenciación.

WHITTRIGTON (1957) (1959), encontró que la deficiencia de boro suprime la división celular en los meristemas apicales del tallo y de la raíz, prolongándose considerablemente los períodos de interfase, hasta cesar por completo las divisiones celulares. Esto determina que el volumen celular aumente considerablemente al mismo tiempo que disminuye el número de células formadas. En conclusión, parece que la supresión de la mitosis no se debe a mitosis anormales, sino a la falta de división celular. Las anomalías observadas en la estructura secundaria del tallo y de la raíz, muestran, por el contrario, que la división celular resulta estimulada en el cambium por la falta de boro. Las células que así se originan, poseen mayor volumen y paredes más finas. El parénquima se desarrolla a expensas del tejido vascular, cuya diferenciación se inhibe. La compresión que esta situación origina va seguida de colapso y necrosis celular. Las regiones necróticas se extienden y terminan por fundirse.

Muy interesantes son las observaciones de SPURR (1957), sobre las anomalías que produce la deficiencia

de boro en las células colenquimatosas el grosor de la pared disminuye bajo la acción de niveles de boro insuficientes para producir síntomas visuales de carencia. El efecto se debe más bien a cambios físicos que químicos: así, el número de láminas que forman la pared disminuye a la vez que el grosor de las mismas (LORENZ (1942)). De esto, puede concluirse que el boro afecta el depósito de hidratos de carbono sobre las paredes celulares. Según la hipótesis de GAUCH y DUGGER

(1953) (1954), esta acción se debería al control que el boro ejerce sobre el movimiento intercelular de los glúcidos.

#### *Función fisiológica del boro.*

La posible función fisiológica del boro ha sido sometida a numerosas investigaciones a lo largo de 50 años, a pesar de lo cual, no se ha podido atribuir a este elemento ninguna función específica. Sin embargo, en la revisión de GAUCH y DUGGER (1954) se señalan hasta quince formas posibles de intervención del boro en otras tantas etapas del metabolismo. Las observaciones, en parte inconexas o contradictorias, coinciden, no obstante, en señalar la migración de los azúcares. Otra excelente revisión sobre este asunto ha sido realizada por SKOK (1958).

#### *Intervención del boro en el metabolismo de los glúcidos y en la permeabilidad de las membranas celulares.*

El ión bórico es hidroxiladas de configuración cis, como ciertos azúcares, polialcoholes. Los iones complejos formados, poseen mayor disociación que el ión bórico. También confieren propiedades de ionización a la molécula ligada, cambiando su permeabilidad en las membranas celulares. Bajo estas circunstancias, los sistemas enzimáticos pueden presentar —de igual modo— diferente actividad.

Casi sin excepción, la concentración de los azúcares y almidón presentes en las hojas adultas; de igual forma, se ha observado aumento de concentración en las pectinas, celulosa y hemicelulosas.

Esta acumulación de sustancias hidrófilas, explicaría la mayor hidratación y presión osmótica observada en las células de plantas deficientes en boro (MINARIK y SHIVE (1939); SCHOLZ (1959); BAKER, GAUCH y DUGGER (1956). También explicaría la causa por la que la germinación de los granos de polen y el crecimiento del tubo polínico depende de la presencia del boro como descubrió SCHMUCKER (1933) y (1934) y han confirmado numerosos investigadores. La acumulación de glúcidos puede tener dos causas: a) que la deficiencia de boro interfiera la migración de los azúcares en la planta; o b) que impida su utilización en los procesos de síntesis.

De acuerdo con la primera, la acumulación de azúcares en las hojas podría explicarse por la necrosis del floema que se origina en las plantas deficientes (DENNIS y O'BRIEN (1937);

borato poseyeran mayor permeabilidad celular. Marcando con carbono radioactivo la sacarosa y el  $\text{CO}_2$ , se ha podido demostrar que, tanto el disacárido como los productos de la fotosíntesis, emigran con mayor facilidad en presencia que en ausencia de boro. ODHNOFF (1961), comparando el efecto del ácido bórico y el del fenilbórico sobre la elasticidad de las paredes celulares, llegó a la conclusión de que el boro promueve su crecimiento, al intervenir en el depósito y estabilización de las microfibrillas de celulosa. O'KELLEY (1957) observó que el boro estimulaba la absorción tanto de la sacarosa como de la glucosa por los grano de polen, para

lo que caben dos explicaciones: a) que el boro se combine con el azúcar que atraviesa la membrana y permanezca combinado hasta que sea metabolizado por la célula, o b) que el boro se localice sobre la membrana y facilite el paso del azúcar mediante una combinación temporal, lo que explicaría la inmovilización del boro en los tejidos después de su absorción por la planta.

Respecto a la falta de utilización de los glúcidos, como causa de su acumulación en las hojas basales de la planta, cabe recordar el colapso que sufren los tejidos meristemáticos a consecuencia de la carencia de boro, así como la interferencia que experimenta el crecimiento de la pared celular. Por otro lado, existen pruebas de la intervención del boro en el metabolismo de los ésteres fosfóricos de los azúcares. Así, REED (1947) demostró que los fosfatos inorgánicos se acumulan en las plantas deficientes en boro. También DUGGER y HUMPHRIS (1957) y (1960) encontraron que *in vitro* el boro inhibe la fosforilasa de la patata y estimula la síntesis de la sacarosa por un sistema conteniendo UTP, ATP, hexokinasa, fosfoglucomutasa, fructosa y homogenado de plántulas de guisantes. Estos últimos hallazgos, son muy interesantes, ya que sugieren la intervención directa del boro en el metabolismo de síntesis de diversos hidratos de carbono (sacarosa, pectinas, polisacáridos, etc.). Sin embargo es difícil concertar estas interpretaciones con el hecho de que el boro no sea necesario para los animales y sólo en cantidades extraordinariamente bajas lo sea para los microorganismos.

#### *Intervención del boro en el metabolismo de los compuestos fenólicos.*

No se ha demostrado que el boro intervenga como activador de ningún sistema enzimático. Sin embargo, numerosas observaciones prueban que la cantidad de boro absorbida por la planta o presente en el medio nutritivo es inversa a la actividad fenolásica de los tejidos (Tiroxinasa, Polifenol-oxidasa, Dihidrofénilalanina-oxidasa, etc.) y a la producción de melanina. No obstante, una acción inhibitoria directa del ion bórico *in vitro*, ha sido desechada.

Para HEWITT (1963), la elevada actividad de las fenolasas podría explicarse de la siguiente forma: a) la deficiencia de boro determina una acumulación de polifenoles y principalmente de ácido clorogénico y ácido cafeico que se manifiesta por una fluorescencia azul, SPURR (1952) y PERKINS y ARONOFF (1956); b) la acumulación de polifenoles determina, por inducción adaptativa, un aumento considerable de las polifenolasas KLEIN (1951); MACVICAR y BURRIS (1948); NASON, ORDEWURTEL y PROPTS (1952) y REED (1947), que los oxidan originando compuestos de color pardo.

Este esquema permitiría explicar diferentes hechos observados en las plantas deficientes en boro:

a) La prematura diferenciación y lignificación de los tejidos, ya que el ácido cafeico es un precursor de la lignina, NEALES (1960) y MACCALLA y NEISH (1959).

b) El aumento de actividad de las peroxidases, debido a ser el ácido cafeico un sustrato de tales enzimas (MACCALLA y NEISH (1959).

c) Actuando la deficiencia de boro sobre la actividad de las peroxidases y sobre la naturaleza y proporción de los constituyentes mono y polifenólicos de las células, NEALES (1960) y PERKINS y ARONOFF (1956), y siendo la peroxidasa, junto con un monofenol como cofactor, los constituyentes fundamentales del "sistema

oxidante del AIA" HEWITT (1957; KENTEN (1955); MACLACHLAN y HAYGOOD (1956); RAY (1958); WAYGOOD y MACLACHLAN (1956) y WAYGOOD, OAKS y MACLACHLAN (1956), resultaría comprensible la acción del boro sobre los procesos controlados por las auxinas.

En efecto, la relación entre el boro y el catabolismo auxínico, se puede establecer, según HEWITT (1963), sobre las siguientes bases:

a) La oxidación del ácido indol-acético, es inhibida competitivamente por los orto-difenoles, entre los que se encuentran sustancias como el ácido cafeico y el ácido clorogénico que se acumulan en los tejidos de las plantas deficientes en boro, RABIN y KLEIN (1957) y PERKINS y ARONOFF (1956).

b) En plantas deficientes en boro, el ácido indol-acético se acumularía produciendo las correspondientes alteraciones en el crecimiento, división y diferenciación celular, así como una excesiva absorción de agua.

d) La acumulación de auxina en los tejidos, produciría por adaptación un incremento de la actividad peroxidásica, GALSTON y DALBERG (1954) y JENSEN (1955), que a causa de la elevada concentración de difenoles, no se traduciría en una destrucción de la auxina, sino en formación de productos "pardos", lignificación precoz, hipertrofia y muerte celular.

SCOTT (1960) ha propuesto una hipótesis diferente sobre la función del boro: para él los diversos efectos serían consecuencia de "una acción protectora del boro que impide una excesiva polimerización de los azúcares en los lugares de síntesis".

#### *Intervención del boro en la absorción de los macronutrientes de tipo catiónico.*

Una de las funciones atribuidas al boro, es la de promover la absorción de los nutrientes de tipo catiónico, a la vez, que disminuir de forma absoluta o relativa la de nutrientes de tipo aniónico. Sin embargo, resulta difícil aceptar, en sentido general, sobre la base de los resultados experimentales obtenidos hasta la fecha. A favor de tal hipótesis están los resultados de REHM (1937), quien cultivando *Impatiens balsamina* en soluciones hidropónicas conteniendo todos los macronutrientes, observó que la presencia de boro determinaba un incremento en la absorción de potasio (21,5 por ciento), calcio (24 por ciento) y magnesio (4,5 por ciento); acompañada de una disminución, absoluta o relativa, en la absorción del anión acompañante. Reesultados, aún más intensos, obtuvo al ensayar la absorción de nutrientes a partir de soluciones de una sola sal.

Mejor establecida parece estar la interacción recíproca entre el calcio y el boro. Cuando la concentración de boro en la solución nutritiva es deficiente, las concentraciones elevadas de calcio acentúan los síntomas visuales de deficiencia, mientras que cuando la concentración de boro es demasiado elevada, disminuyen los síntomas de toxicidad, CHANDLER (1944); REEVE y SHIVE (1948); MACILRATH y de BRUYN (1956); etc. Estos resultados podrían explicarse si el calcio antagonizara la absorción del boro. A este respecto, las investigaciones de REEVE y SHIVE (1944) son muy demostrativas: a) con concentraciones débiles de boro en la solución nutritiva (0,001, 0,01 y 0,5 p.p.m. de boro), la concentración de calcio no influye sobre el contenido de boro en la planta, pero b) cuando la concentración de boro se acerca al nivel de toxicidad (5 y 10 p.p.m.) el calcio disminuye el contenido de boro en la planta. Aún más evidentes, son los resultados de MACILRATH

y de BRUYN (1956), quienes observaron dentro de un amplio intervalo de concentración de boro en la solución nutritiva (o a 50 p.p.m.) como un incremento en la concentración de calcio (de 40 a 480 p.p.m.) determinaba una disminución en el contenido de boro de la planta. Estos resultados coinciden con los de BINGHAM, MARTIN y CHASTAIN (1958) que observaron en ocho suelos diferentes de California como la adición de fosfato monocálcico reducía el contenido de boro en la planta.

Mayor es el número de resultados que se tienen sobre el efecto recíproco del boro sobre la absorción y utilización del calcio. Los primeros datos proceden de BRANCHLEY y WARINGTON (1927) que al cultivar vicia faba en soluciones hidropónicas con concentración débil de calcio y ausencia de boro las plantas manifiestan únicamente los síntomas de deficiencia de calcio, que se atenuaban considerablemente cuando la solución contenía boro. Estos resultados se interpretaron admitiendo que las plantas son incapaces de absorber y utilizar el calcio en ausencia de boro. (Estos resultados se interpretaron admitiendo que las plantas son incapaces de absorber y utilizar). Posteriormente WARINGTON (1934) demostró que la adición de boro a la solución nutritiva aumentaba el contenido de calcio en la planta. Análogos son los resultados de SWANBACK (1939) quienes observaron que el boro favorecía la absorción y utilización del calcio por plantas de tabaco. A estas investigaciones cabe añadir la que realizaron MINARIK y SHIVE (1939) con soja y HENDERSON y VEAL (1948) con lupinos que observaron un incremento en el contenido de calcio de las plantas al crecer la concentración de boro en la solución nutritiva.

Hay, sin embargo, cierto número de investigadores que han sido incapaces de encontrar ningún tipo de relación entre el aporte de boro y el contenido de calcio: DALI (1935) quienes observaron una reducción del contenido de calcio en plantas de lino como resultado de la adición de boro, lo mismo que HOLLEY y DULIN (1937) en algodón y MORRIS (1938) en citrus.

Estas discrepancias se han tratado de explicar suponiendo que no existe relación entre el total de boro y calcio absorbido, pero sí entre los contenidos en la planta de calcio y boro solubles depende de la concentración de boro en la solución nutritiva. Los resultados obtenidos en maíz por MARSH y SHIVE (1941) coinciden con esta hipótesis. A este respecto, ha indicado SHIVE (1941) que existe una fundamental diferencia entre monocotiledóneas y dicotiledóneas: las monocotiledóneas absorberían mucho menos boro que las dicotiledóneas, pero mientras que en las primeras prácticamente todo él permanecería en solución en las dicotiledóneas la mayor parte del boro queda inactivo bajo la forma insoluble, por lo que sus necesidades de boro serían mayores. En ambos grupos, sin embargo, existiría una directa relación entre los contenidos de calcio y boro solubles.

La interrelación del boro con el potasio resulta más complicada. Así, REEVE y SHIVE (1944) pudieron observar que cuando el boro era deficiente en la solución nutritiva la severidad de los síntomas de deficiencia en la planta crecían considerablemente al aumentar la concentración de potasio en dicha solución. De igual forma cuando el nivel de boro era tóxico los síntomas de toxicidad crecían al aumentar la concentración de potasio. Los análisis de las plantas de tomate cultivadas en esta experiencia demostraron que tanto el boro total como el soluble contenido en los tejidos, crece al aumentar la concentración de potasio en la

solución nutritiva. Esto explicaría que los síntomas de toxicidad se agudicen al crecer la concentración de potasio en la solución, pero no, que lo hagan también los síntomas de deficiencia. Hay que buscar la aplicación en que el potasio antagoniza la absorción del calcio y por ello determina una disminución en el cociente calcio:boro. Ahora bien, como demostraron JONES y SCARSETH (1944) el crecimiento normal de la planta, sólo se consigue cuando existe cierto equilibrio entre la absorción del calcio y boro. De los datos de estos autores y de los obtenidos por COOK y MILLER (1939) en remolacha azucarera, MUHR (1940) en soja y DRAKE, SIELING y SCARSETH (1941) en tabaco, puede llevarse a la conclusión de que la proporción óptima en estas plantas (expresada en equivalentes de calcio y boro) son las siguientes: remolacha azucarera, 100; soja, 500; tabaco, 1.200.

Los resultados anteriores estarían en armonía con el hecho bien conocido de que la adición de cal a ciertos suelos induce la deficiencia de boro en numerosos cultivos. Generalmente se admite que al aumentar el pH del suelo, disminuye la solubilidad y utilización por las plantas del boro; por lo cual, la adición de cal al suelo, al incrementar el pH, reduciría la absorción del boro por las plantas. Este punto de vista no es, sin embargo, aceptado por todos. Así, DRAKE, SIELING y SCARSETH (1941) concluyen que la solubilidad del boro no resulta afectada dentro del intervalo de pH comprendido entre 4,1 y 11,6. La acción del encalado sobre la absorción del boro se debería al efecto de los iones de calcio antes indicados.

En resumen, existe una relación funcional entre el boro y el calcio contenido en la planta, LACHANCE (1941), PURVIS y DAVIDSOFF (1948), necesidad de un cierto equilibrio entre los dos elementos, PARKS (1944). Un bajo contenido de calcio en la planta se caracteriza por una pequeña tolerancia para el boro, mientras que un elevado contenido en calcio permita una amplia tolerancia para el boro, JONES y SCARSETH (1944).

#### *Interacciones del boro con otros micronutrientes.*

Las interacciones entre micronutrientes, han sido muy poco estudiadas, si hacemos excepción del antagonismo entre el manganeso y el hierro. Así, desde el trabajo de SOMERS y SHIVE (1942) existe una amplia bibliografía sobre este problema, y, en general, sobre la deficiencia de hierro inducida por cantidades excesivas de varios metales (además de manganeso, cromo, cobre, zinc, cobalto, níquel y cadmio pueden inducir síntomas aparentemente idénticos a los de la deficiencia de hierro en algunas plantas). De igual forma, concentraciones tóxicas de zinc, cobalto y níquel pueden inducir la deficiencia de manganeso (HEWITT (1949), HEWITT (1954) y AHMED y TWYMAN (1953)). También se han descrito complicadas interacciones entre el cobre y el molibdeno, calcio, fósforo y nitrógeno (GREENWOOD y HALLSWORTH (1960)).

Es bien conocido —por haber merecido un considerable interés en los últimos años— que los micronutrientes de tipo metálico (hierro, manganeso, cobre, zinc y molibdeno) poseen como función primaria la activación de ciertos sistemas enzimáticos; de aquí la función catalítica que desde antiguo se atribuye a estos elementos. Sin embargo, la intervención de los microelementos metálicos en los sistemas enzimáticos: corresponde a dos situaciones diferentes:

a) Cuando el metal de manera específica, es un componente integrante del enzima:

b) Cuando uno o más metales actúan como activadores del enzima.

En este último caso, surgen interacciones muy complejas difíciles de aclarar.

Los posibles mecanismos de participación de los cationes metálicos en las reacciones enzimáticas son diversos:

a) El metal es un constituyente del centro catalíticamente activo del enzima.

b) El metal estabiliza una determinada conformación de la molécula de proteína necesaria para el efecto catalítico del enzima.

c) El metal afecta la estructura electrónica del sustrato de tal forma que facilita su intervención en la reacción enzimática.

d) El metal interviene en la conexión entre el coenzima y el apoenzima.

e) El metal promueve la formación del puente enzima-sustrato y estabiliza este producto intermedio de las reacciones enzimáticas.

El grado de especificidad de cada una de estas combinaciones y la posibilidad de reemplazo por otros iones resulta muy diferente, por lo que las interacciones entre microelementos de tipo metálico alcanzan, a nivel bioquímico, una extraordinaria complejidad.

Una situación especial es la que se establece a este respecto entre el boro y los sistemas enzimáticos de la célula vegetal. Al discutir la función del boro, SKOK (1958) afirma —basándose en las observaciones de ALEXANDER (1942); DUGGER y col. 1957) y otros muchos investigadores— que la presencia o ausencia de boro puede modificar al

Sin embargo, parece quedar fuera de toda duda que el boro —a diferencia de los microelementos de tipo metálico carece de toda acción sobre los sistemas enzimáticos de óxido— reducción a nivel bioquímico. Por ello, cabe pensar que la acción del boro sobre dichos sistemas se establece de forma indirecta, a través de la interacción del boro con los microelementos metálicos y en procesos de tipo fisiológico, como el de la absorción de estos últimos por la planta.

Son, no obstante, muy pocas las observaciones que existen sobre la absorción de los microelementos metálicos; y aún éstas, son de tipo circunstancial, indirecto y realizadas sobre suelo, lo que las hace de difícil interpretación y escaso valor probatorio.

En primer lugar, podemos citar la revisión realizada en 1956 sobre la función fisiológica del boro de los vegetales por CHKOLNIK y sus colaboradores. En ella se citan observaciones tan interesantes como las siguientes:

a) Las necesidades de boro dependen de la temperatura en la que se desarrolla el cultivo y también, en gran parte, del pH de la solución nutritiva.

b) Las necesidades de boro aumentan considerablemente cuando se aplican a suelos muy ácidos cantidades elevadas de carbonato cálcico.

b) En cultivos hidropónicos, las necesidades de boro disminuyen en presencia de cantidades elevadas de hie

forma la carencia de boro puede ser parcialmente equilibrada por el hierro; y recíprocamente el boro puede parcialmente compensar la carencia de hierro.

Coincidentes son estas observaciones con las de BUKAREVA (1960) quien al ensayar fertilizaciones con boro encontró un incremento en las cantidades de zinc, molibdeno y manganeso contenidas en la planta. También lo son el sinergismo entre los efectos del boro y manganeso, y el boro y cobre, observados, respectivamente, por HENDERSON y VEAL (1948) y BAMBERGS (1964). De igual manera ASKEW y su colaboradores (1951) observaron como las aplicaciones de boro incrementaban considerablemente el contenido de cobre en los frutos de frambuesa.

Todos estos hechos parecen sugerir en principio que el boro favorece la absorción de ciertos microelementos metálicos y de esta forma modifica la actividad de los sistemas enzimáticos en que dichos microelementos intervienen.

## BIBLIOGRAFIA

- AGULHON, H. (1910).—Comp. rend. acad. sci. 150, 288-291.
- AHMED, S. y EVANS, H. J. (1959).—Biochem. Biophys. Research Commun. 1, 271-275.
- AHMED, S. y EVANS, H. J. (1960).—Soil Sci. 90, 205-210.
- AHMED, M. B. y TWYMAN, E. S. (1953).—J. Exptl. Botany 4, 164-172.
- ALEXANDER, T. R. (1942).—Botan. Gaz. 103, 475-491.
- ARNON, D. I. (1950 a).—Lotsya 2, 31-38.
- ARNON, D. I. (1950 b).—Lotsya 3, 40.
- ARNON, D. I.; ICHIOKA, P. S. y col. (1955).—Physiol. Plantarum 8, 538-551.
- ARNON, D. I. y STOUT, P. R. (1939).—Plant Physiol. 14, 371-375.
- ARNON, D. I. WESSEL, G. (1953).—Nature 1039-1041, 172.
- ASKEW, H. O. y col. (1950).—New Zealand J. Hort. Sci. 26, 268-284.
- BAKER, J. E.; GAUCH, H. G. y DUGGER, W. H. (1956).—Plant Physiol. 31, 89-94.
- BAMBERGS, K. (1964).—Tr. Latv. Sel'skokhoz. Akad. 14, 31-38.
- BERTRAND, D. (1941).—Comp. rend. acad. Sci. 212, 1170-1172.
- BERTRAND, D. (1950).—Bull. Am. Museum Nat. Hist. 94, 403, 456.
- BINGHAM, F. T.; MARTIN, J. P. y CHASTAIN, J. A. (1958).—Soil Sci. 86, 24-31.
- BOLLARD, E. G. y BUTLER, G. W. (1966).—Ann. Rev. Plant Physiol. 17, 77-105.
- BORTELS, H. (1930).—Arch. Mikrobiol. 1, 333-342.
- BRANDENBURG, E. (1931).—Phytopath. Z. 3, 499-517.
- BRANDENBURG, E. (1939).—Phytopatho. Z. 12, 1-112.
- BRENCHLEY, W. E. y WARINGTON, K. (1927).—Ann. Bot. Lond. 41, 167-87.
- BRENAN, E. G. y SHIVE, J. W. (1948).—Soil Sci. 66, 65-75.
- BROWNELL, P. F. (1965).—Plant Physiol 40, 460-68.
- BROWNELL, P. F. y WOOD, J. G. (1957).—Nature 179, 635-636.
- BROYER, T. C. y col. (1954).—Plant Physiol 29, 526-32.
- COLWELL, W. E. (1943).—Soil Sci. 56, 71-94.
- COOK, R. L. y MILLER, C. E. (1939).—Prc. Soil. Soc. Amer. 4, 297-301.
- CHANDLER, F. B. (1941).—Maine Agr. Expt. Sta. Bull. 404, 307-400.
- CHANDLER, F. B. (1944).—Soil Sci. 57, 67-73.
- CHKOLNIK, M. J. (1955).—Analyse des plantes et problemes des fumures minerales. I.R.C.H. (paris), 69-86.
- DENNIS, R. W. G. (1937 a).—Fertilizer Feeding Farm Supp. J. 22, 479.
- DENNIS, R. W. G. y O'BRIEN, O. G. (1937 b).—West Scotland Agr. Coll. Bull. 5.
- DRAKE, M. y col. (1941).—J. Amer. Soc. Agrom. 33, 454-62.
- DUGGER, W. H. y col. (1957).—Plant Physiol 32, 364-370.
- DUGGER, W. H. y col. (1960).—Plant Physiol. 35, 523-530.
- EATON, F. M. (1944).—J. Agr. Research 69, 237-279.
- FRITZ, G. J. (1963).—Nature 197, 843-46.
- GALSTON, A. W. y DALBERG, L. V. (1954).—Am. J. Botany 41, 373-380.
- GAÚCH, H. G. y DUGGER, W. H. (1953).—Plant Physiol. 28, 457-466.

- GAUCH, H. C. y DUGGER, W. H. (1954).—Univ. Maryland Agr. Expt. Sta. Bull. A-80.
- GERLOFF, G. C. (1963).—Ann. Rev. Plant Physiol. 14, 107-24.
- GREENWOOD, E. A. N. y HALLSWORTH, E. G. (1960).—Plant and Soil 12, 97-127.
- HALLSWORTH, E. G. y col. (1960).—Nature 187, 79-80.
- HENDERSON, J. H. M. y VEAL, M. P. (1948).—Plant Physiol 23, 609-620.
- HEWITT, E. J. (1949).—Long Ashton Research Sta. Ann. Rept. 1948, 66-80.
- HEWITT, E. J. (1952).—Commonw. Bur. Hort. Plantation. Tech Commun. núm. 22.
- HEWITT, E. J. (1954).—J. Exptl. Botany 4, 59-64.
- HEWITT, E. J. (1957).—Nature 180, 1020-1022.
- HEWITT, E. J. (196)
- HEWITT, E. J. y col. (1956).—J. Hort. Sci. 31, 284-290.
- HOLLEY, K. T. DUBLIN, T. G. (1937).—Bull. G. Agr. Exp. Sta. núm. 197.
- JAMALAINEN, E. A. (1936).—Agr. Exptl. Helsinki Publ. M-89.
- JENSEN, W. A. (1961).—Plan Physiol. 30, 426-32.
- JONES, H. E. y SCARSETH, G. D. (1944).—Soil Sci. 56, 15-24.
- KEELER, R. F. y VARNER, J. E. (1957).—Arch. Biochem. Biophys. 70, 585-590.
- KENTEN, R. H. (1955).—Biochem J. 59, 110-121.
- KLEIN, R. M. (1951).—Arch. Biochem. Biophys. 80, 207-14.
- LACHANCE, R. O. (1941).—Ann. assoc. can. franc. Sci. 7, 107-8.
- LOHNIS, M. P. (1937).—Mededel Landbouwhogeschool. Wageningen 41, Part. 3.
- LOHNIS, M. P. (1940).—Mededel Landbouwhogeschool Wageningen 44, 3-36.
- LOWENZ, O. A. (1942).—Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem. 246.
- LOWENHAUPT, B. (1942).—Botan. Gaz. 104, 316-22.
- MCCALLA, D. R. y NEISH, A. C. (1959).—Can. J. Biochem Physiol. 37, 537-47.
- McILRATH, W. J. y BRUYN, J. A. (1956).—Soil Sci. 81, 301-10.
- MACLACHLAN, G. A. y WAYGOOD, E. R. (1956).—Can. J. Biochem. Physiol. 34, 1233-1250.
- MACVICAR, R. y BURRIS, R. H. (1943).—Arch. Biochem. 17, 31-39.
- MARSH, R. P. y SHIVE, J. W. (1941).—Soil Sci. 51, 141, 151.
- MINARIK, C. E. y SHIVE, J. W. (1939).—Am. J. Botany 26, 827-31.
- MORRIS, A. A. (1938).—Citrus J. Pom. Hort. Sci. 16, 167-81.
- MUHR, G. R. (1940).—Proc. Soil Sci. Soc. Amer. 5, 220-6.
- NASON, A. y col. (19)
- NEALES, T. F. (1960).—Australian J. Biol. Sci. 13, 232-48.
- NICHOLAS, D. J. D. (1951).—Long Ashton Research Sta. Ann. Rept. 1950, 96-108.
- NICHOLAS, D. J. D. (1952).—Long Ashton Research Sta. Ann. Rept. 1951, 87-102.
- NICHOLAS, D. J. D. (1961).—Ann. Rev. Plant Phys. 13, 63-90.
- NICHOLAS, D. J. D. y col. (1954).—J. Biol. Chem. 207, 341-51.
- ODNOFF, C. (1961).—Physiol. Plantarum 14, 187-220.
- O'KELLEY, J. C. (1957).—Am. J. Botany 44, 239-45.
- OKUDA, A. y TAKAHASHI, E. (1965).—Rice Res. Inst. 10, 123-46.
- PARKS, R. Q. y col. (1944).—Plant Physiol. 19, 404-19.
- PERKINS, H. J. y ARONOF, S. (1956).—Arch. Biochem. Biophys. 64, 506-7.
- PURVIS, E. R. y DAVIDSON, O. W. (1948).—Soil Sci. 65, 111-16.
- RABIN, R. S. y KLEIN, R. M. (1957).—Arch. Biochem. Biophys. 70, 11-5.
- RAY, P. M. (1958).—Ann. Rev. Plant. Physiol. 9, 81-118.
- REED, H. S. (1947).—Hilgardia 17, 377-411.
- REEVE, E. y SHIVE, J. W. (1944).—Soil Sci. 57, 1-6.
- REHM, S. (1937).—
- SCHMUCKER, T. (1933).—Planta 18, 642-50.
- SCHUCKER, T. (1934).—Planta 23, 264-83.
- SCHOLZ, G. (1959).—Flora 148, 295-305.
- SCOTT, E. G. (1960).—Plant Physiol. 35, 653-61.
- SHIVE, J. W. (1941).—Plant Physiol. 16, 435-45.
- SKOK, J. (1958).—Trace elements. Academic Press. 227-243.
- SOMMER, A. L. y LIPMAN, C. B. (1926).—Plant Physiol. 1, 231-49.
- SPURR, A. R. (1952).—Science 116, 421-23.

- SPURR, A. R. (1957).—*Am. J. Botany* 44, 637-50.
- SWANBACK, T. R. (1939).—*Plant Physiol.* 14, 423-46.
- WAGNER, F. (1940).—*Phytopathol.* 12, 427-479.
- WARINGTON, K. (1934).—*Amm. Botany* 48, 743-76.
- WAYGOODK E. R. y MACLACHLAR, G. A. (1956).—*Physiol. Plantarum* 9, 608-17
- WAYGOOD, E. R. y col. (1956).—*Can J. Botany* 34, 905-26.
- WHITTINGTON, W. J. (1957).—*J. Exptl. Botany* 8, 353-67.
- WHITTINGTON, W. J. (1959).—*J. Exptl. Botany* 10, 93-103.